

*Р. А. Борзенкова***ВЛИЯНИЕ ФИТОГОРМОНОВ НА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ  
МЕТАБОЛИЗМ ЛИСТЬЕВ КАРТОФЕЛЯ**

Известно, что фитогормоны оказывают влияние на формирование фотосинтетического аппарата. Они ускоряют развитие внутренней мембранной системы хлоропластов (Кулаева, Еркеев и др., 1972), повышают активность ферментов цикла Кальвина (Treharne, Stoddart, 1970; Feierabend, 1969; Boer, Feierabend, 1974), способствуют синтезу хлорофилла (Шлык, Вальтер и др., 1970; Аверина, Шлык, 1972; Fletcher, Тео, Ali, 1973). Некоторыми авторами показано усиление ассимиляции  $\text{CO}_2$  при обработке растений фитогормонами. Так, двухкратное увеличение интенсивности фотосинтеза наблюдали Живухина и Балыкова (1970) при обработке бобов гиббереллином. Повышение фотосинтетической активности происходило у фасоли при нанесении на листья кинетина (Adedipe, Hunt, Fletcher, 1971) и ауксина (Bidwel, Turner Wendy, 1966). Однако следует отметить, что повышение скорости фотосинтеза обнаруживается не всегда (Hew, Nelson, Krotkov, 1967; Якушкина, Артемова, 1963). Относительно действия фитогормонов на фотосинтетический метаболизм известно немного. По данным И. Иорданова (1969), под действием кинетина в листьях махорки происходит увеличение среди продуктов фотосинтеза органических кислот, фракции крахмала и нуклеиновых кислот. В группе аминокислот определенной закономерности не отмечено. Напротив, под влиянием гиббереллина в листьях бегонии (Münzel, 1970) и табака (Lee, Rosa, 1969) наблюдали значительное уменьшение содержания крахмала и увеличение активности в некоторых аминокислотах (Huber, Sankhla, 1974).

**Методика.** Неотделенные от растения листья 5-го яруса (сорт Лорх) обрабатывали водными растворами фитогормонов: ИУК, 50 мг/л; гиббереллин (ГК), 50 мг/л; кинетин, 10 мг/л. В контроле листья обрабатывали водой. Обработку производили, когда площадь листа достигала 60% от максимальной (рис. 1), что соответствует логарифмическому участку кривой роста листа. Применяли два способа обработки: в первом случае листья опрыскивали только один раз и через 2, 10, 24, 56, 120 час. после обработки

определяли интенсивность фотосинтеза ( $\text{мг CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{час.}$ ) и продукты 5-минутного фотосинтеза; в другом — опрыскивание листьев производили ежедневно в течение 10 дней. Определения делали через 6 и 10 дней обработки.

Интенсивность фотосинтеза определяли радиометрическим методом с использованием  $\text{BaC}^{14}\text{O}_3$  с удельной радиоактивностью

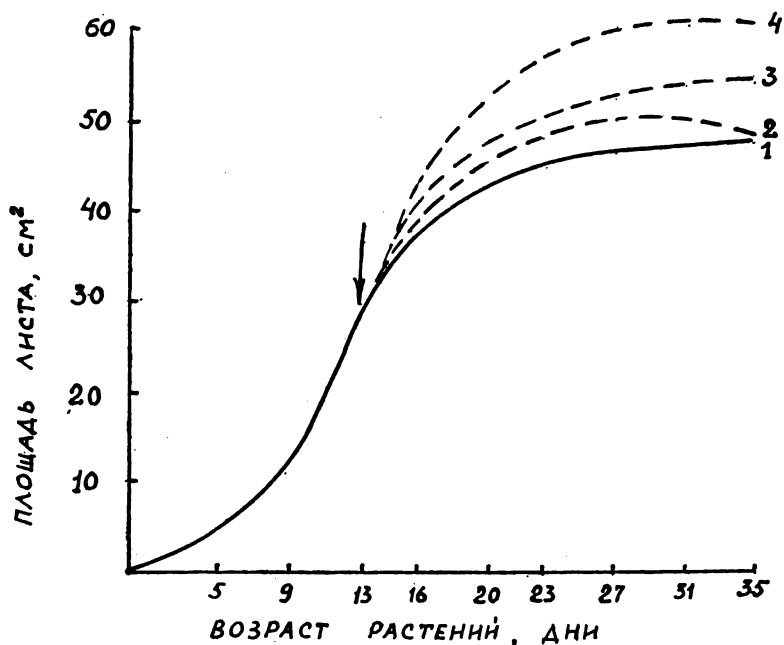


Рис. 1. Кривая роста листа картофеля при систематической обработке фитогормонами.

Стрелкой обозначено начало обработки. 1 — контроль, 2 — ГК, 3 — ИУК, 4 — кинетин.

25  $\mu\text{к/л}$ . Концентрация  $\text{CO}_2$  в камере 0,5%, интенсивность освещения около 200 тыс.  $\text{эрг/см}^2 \cdot \text{сек.}$  (создавалась лампой ДРЛ-500 с применением водного фильтра). Температура 25—27°. После определения интенсивности фотосинтеза образцы использовали для определения продуктов фотосинтеза. Радиохимический анализ проводили по схеме, описанной А. Т. Мокроносовым (1966). Усредненная проба растительного материала включала 15 дисков площадью 2,3  $\text{см}^2$ , которые высекали из листьев, взятых с разных растений. Кривая роста листа пятого яруса, который подвергался обработке фитогормонами, построена по средним значениям измерений площади листа 15 растений.

**Результаты исследований.** При обработке фитогормонами стимулируется рост листовой пластинки (рис. 1) в основном за счет увеличения размера клеток. Кинетин в большей степени, чем ИУК

и ГК, стимулирует рост листа, что связано с увеличением как размера клеток, так и их количества в листе.

Сразу после нанесения на лист фитогормонов происходит временное подавление ассимиляции  $\text{CO}_2$  (рис. 2). Затем интенсивность фотосинтеза возвращается к исходному уровню и постепенно возрастает по сравнению с контролем на 20—30%.

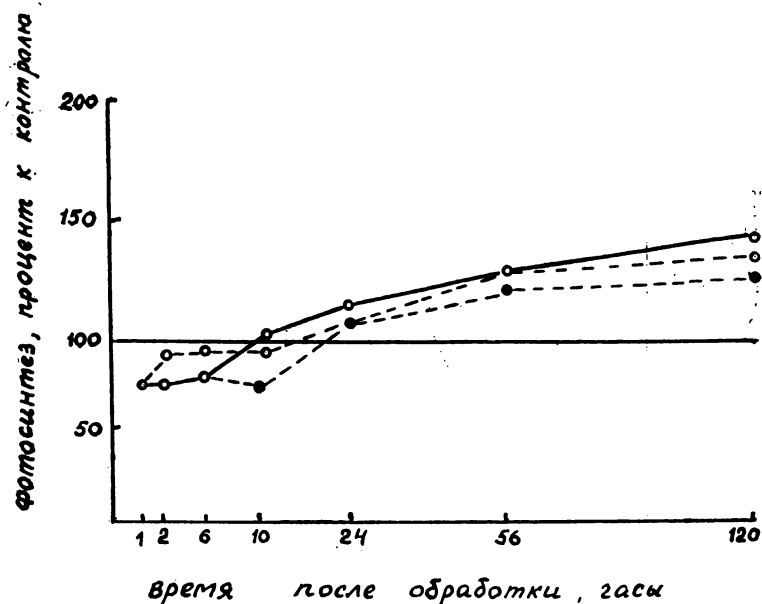
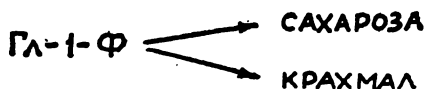


Рис. 2. Влияние фитогормонов на интенсивность фиксации  $\text{CO}_2$  листьями картофеля. Однократная обработка.

— контроль, ●—ГК, ○—ИУК, ○—кинетин.

Фитогормоны не изменяют соотношения путей восстановления  $\text{CO}_2$ . Сохраняется углеводная направленность в метаболизме  $\text{C}^{14}$ . В углеводы включается 60—75% всего ассимилированного  $\text{C}^{14}$  как в контроле, так и при обработке фитогормонами (таблица). Однако внутри группы углеводов фитогормоны изменяют соотношение между синтезом сахарозы и крахмала, а именно усиливают синтез сахарозы и подавляют синтез крахмала (рис. 3). В результате этого отношение сахароза/крахмал резко увеличивается. Наибольший эффект проявляют ИУК и кинетин, ГК действует значительно слабее. Подобная картина сохраняется и при систематической обработке листьев фитогормонами, только наблюдаемый эффект несколько ниже. Эти результаты согласуются с данными Ли и Роза (Lee, Rosa, 1969), у которых все концентрации гиббереллина (0—96  $\mu\text{M}$ ) значительно уменьшали содержание крахмала в листьях табака, а содержание сахаров увеличивалось пропорционально концентрациям гиббереллина. Таким образом, фито-

гормоны действуют на развилке



переключая крахмальный синтез на сахарозный. Известно, что синтез сахарозы требует больших энергетических затрат (энергия глюкозидных связей в сахарозе составляет 6,5 ккал/моль, в крахмале — 3,0). Синтез сахарозы идет с использованием УТФ, образо-

Т а б л и ц а

Выключение  $C^{14}$  в углеводы (сахароза + крахмал) при обработке листьев картофеля фитогормонами (мкмоль  $CO_2$ /г сух. веса/час.)

Вариант	Продолжительность обработки			
	однократная		систематическая	
	через 24 час.	через 56 час.	6 дн.	10 дн.
Контроль . . . . .	310	270	248	190
ИУК . . . . .	294	305	178	166
ГК . . . . .	270	294	270	190
Кинетин . . . . .	298	270	253	174

вание которого требует дополнительной реакции  $АТФ + УДФ \rightleftharpoons УТФ + АДФ$ . Следовательно, фитогормоны, усиливая синтез сахарозы, должны повышать энергетические возможности клетки. В пользу этого говорят данные Якушкиной и Пушкиной (1971), показавших, что гиббереллин и кинетин увеличивают интенсивность фотофосфорилирования и что ауксин приводит к усилению сопряженности процессов окисления и фосфорилирования в митохондриях (Якушкина, Кулакова, 1969). Одним из основных факторов, регулирующих синтез сахарозы и крахмала, является активность ферментов АДФГ- и УДФГ-пирофосфорилаз. Они различаются по температурному и рН оптимуму. УДФГ-пирофосфорилаза более активна в щелочной среде, АДФГ-пирофосфорилаза — в кислой. Следовательно, исключается возможность изменения активности ферментов при введении фитогормонов в результате изменения рН. Сахароза является основным транспортным продуктом. Показано, что по мере роста листа усиливается отток продуктов фотосинтеза (Мокроносов, Лянгазова, 1964) и повышается содержание ауксинов в нем (Мокроносов, Багаутдинова и др., 1973), которые могут усиливать транспорт ассимилятов (Борзенкова, 1971). Не исключено, что обработка листа фитогормонами усиливает отток ассимилятов из листа, в результате чего снимается ингибирующее действие сахарозы на УДФГ-пирофосфорилазу по принципу ретроингибирования (Багаутдинова, Борзенкова, 1971). По-видимому, в онтогенезе фитогормоны выступают в

роли переключателя, изменяя каким-то образом активность УДФГ- и АДФГ-пирофосфорилаз.

Включение  $C^{14}$  в фосфорилированные сахара фитогормоны не изменяют. Среди неуглеводных продуктов фотосинтеза при обра-

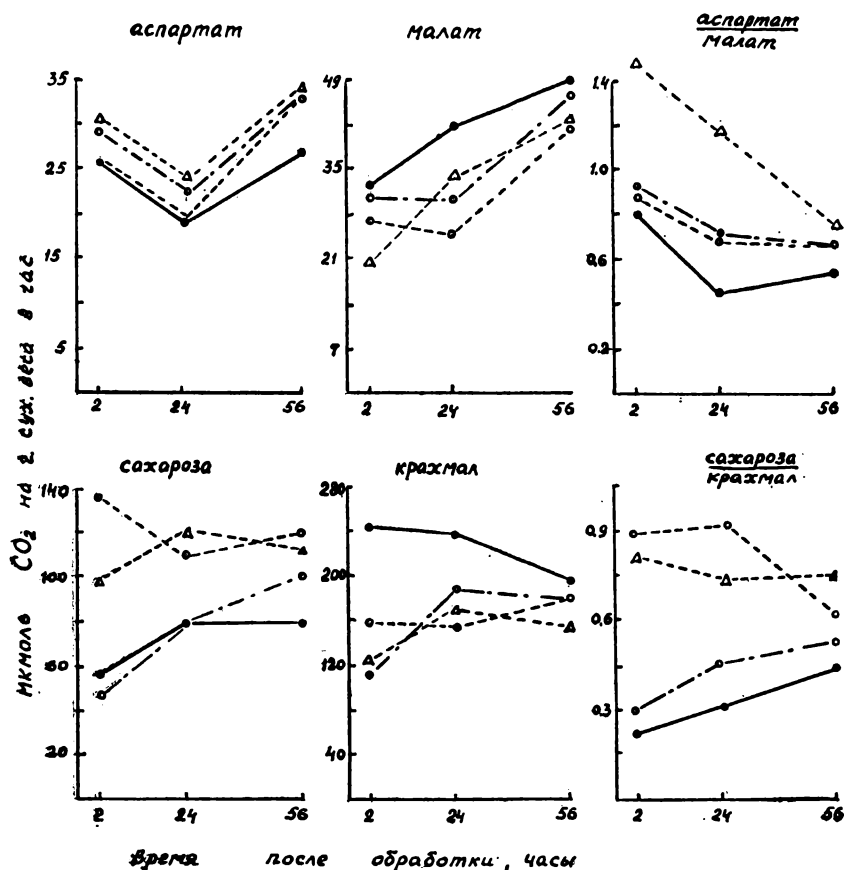


Рис. 3. Включение  $C^{14}$  в продукты фотосинтеза при однократной обработке листьев картофеля фитогормонами.

●—● контроль, ○—○ ИУК, ○—○ GK, △—△ кинетин.

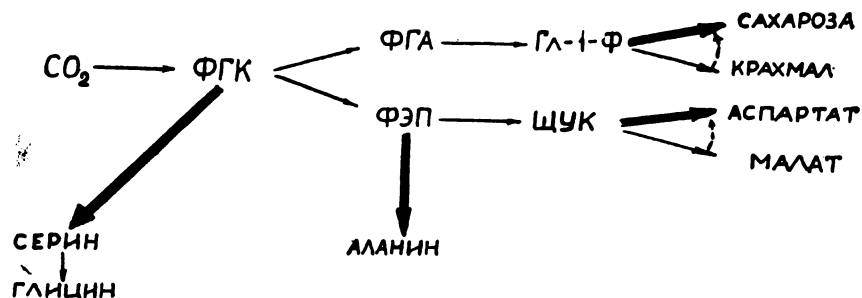
ботке фитогормонами наблюдаются некоторые изменения. Как при систематической, так и при однократной обработке фитогормоны повышают отношение аспартат/малат, усиливая включение  $C^{14}$  в аспартат и снижая в малат (рис. 3), т. е. они вновь действуют на развилке



переключая синтез малата на аспартат. Экспериментальное усиление активности внепластидного фермента глутамат-аспартат-трансаминазы, осуществляющего аминирование ЩУК до аспартата, обнаружено при обработке клевера гиббереллином (Treharne, Stoddart, 1968). Кроме того, при действии фитогормонов увеличивается включение  $C^{14}$  в аминокислоты серин+глицин, в некоторых случаях в аланин. (Huber, Sankhla, 1974).

Среди продуктов фотосинтеза около 5% занимают белки. Фитогормоны не изменили процента включения  $C^{14}$  в белки, хотя синтез белков в клетке при обработке фитогормонами усиливается. Так, через 5 дней после однократной обработки включение  $C^{14}$ -лейцина (мкг/г сух. веса) изменяется следующим образом: контроль — 100, ИУК — 122, ГК — 128, кинетин — 144.

Таким образом, на основе полученных и литературных данных действие фитогормонов в фотосинтетическом метаболизме можно представить схемой (обозначено широкими стрелками):



Каков конкретный механизм изменения активности УДФГ- и АДФГ-широфосфорилаз, трансаминаз и других ферментов, что приводит к сдвигу в фотосинтетическом метаболизме при действии фитогормонами, пока остается не ясным.

#### ЛИТЕРАТУРА

Аверина Н. Г., Шлык А. А., 1972. О влиянии кинетина на накопление и активность протохлорофилла в этиолированных и постэтиолированных листьях ячменя.— «Физиол. растений», 19, № 3, 487—496.

Багаутдинова Р. И., Борзенкова Р. А., 1971. Направленность первичного синтеза углеводов у картофеля.— «Научн. докл. высш. школы, Биол. науки», № 2, 64—69.

Борзенкова Р. А., 1971. Гормональный контроль транспорта продуктов фотосинтеза у картофеля. Канд. дис. Свердловск.

Живухин Г. М., Балыкова М. А., 1970. О некоторых особенностях гиббереллина на фотосинтез.— «Учен. зап. Московск. обл. пед. ин-та», 279, 29—37.

Иорданов И., 1969. Влияние кинетина на интенсивность и продукты

фотосинтеза листьев махорки, обработанных повышенными температурами.— «Физиол. растений», 16, № 6, 1008—1015.

Кулаева О. Н., Еркеев М. И., Хохлова В. А., Свешникова И. Н., 1972. Гормональная регуляция физиологических процессов в изолированных семядолях тыквы.— «Физиол. растений», 19, № 5, 1023—1028.

Мокроносов А. Т., Лянгазова Н. Н., 1964. Постфотосинтетические процессы углеродного питания у картофеля.— «Зап. Свердл. отд. ВБО», вып. 3, 59—65.

Мокроносов А. Т., 1966. Некоторые вопросы методики применения углерода-14 для изучения фотосинтеза.— «Зап. Свердл. отд. ВБО», вып. 4, 3—13.

Мокроносов А. Т., Багаутдинова Р. И., Федосеева Г. П., Некрасова Г. Ф., Борзенкова Р. А., Назаров С. К., 1973. Структурная и функциональная динамика листа в онтогенезе.— В сб.: Вопросы регуляции фотосинтеза, вып. 3, 3—44. Свердловск.

Шлык А. А., Вальтер Г., Аверина Н. Г., Савченко Г. Е., 1970. Влияние кинетина на накопление и активность протохлорофиллида в зеленых и постэтиолированных листьях пшеницы.— «ДАН», 193, № 6, 1429—1432.

Якушкина Н. И., Артёмова Э. К., 1963. Некоторые особенности действия гиббереллина.— В сб.: Гиббереллины и их действие на растения, 121—127. М.

Якушкина Н. И., Кулакова И. А., 1969. Влияние гетероауксина на поступление воды в растительную клетку и энергетический обмен.— В сб.: Водный режим сельскохозяйственных растений, 259—266. М.

Якушкина Н. И., Пушкина Г. П., 1971. Некоторые особенности влияния гиббереллина и кинетина на содержание хлорофилла и на процесс фотофосфорилирования в проростках кукурузы.— «Физиол. растений», 18, № 5, 898—903.

Adedipe N. O., Hunt L. A., Fletcher R. A., 1971. Effect of benzyladenine of photosynthesis, growth and senescence of the bean plants.— "Physiol. plantarum", 25, N 1, 151—153.

Bidwell R. G. S., Turner Wendy B., 1966. Effect of growth regulators on CO<sub>2</sub> assimilation in leaves, and its correlation with the bud break response in photosynthesis.— "Plant physiol.", 41, N 2, 267—270.

Boer J., Feierabend J., 1974. Comparison of the effects of cytokinins on enzyme development in different cell compartments of the shoot organs of rye seedlings.— "Z. Pflanzenphysiol.", 71, N 3, 261—270.

Feierabend J., 1969. Der Einfluss von Cytokinen auf die Bildung von Photosyntheseenzymen in Roggenkeimlingen.— "Planta", 84, N 1, 11—29.

Fletcher R. A., Teo C. Ali A., 1973. Stimulation of chlorophyll synthesis in cucumber cotyledons by benzyladenine.— "Canad. J. Bot.", 51, N 5, 937—939.

Hew C. S., Nelson C. D., Krotkov G., 1967. Hormonal control of translocation of photosynthetically assimilated C<sup>14</sup> in young soybean plants.— "Amer. J. Bot.", 54, N 2, 252—256.

Huber W., Sankhla N., 1974. Effect of gibberellic acid on the activities of photosynthetic enzymes and C<sup>14</sup>O<sub>2</sub> fixation products in leaves of Pennisetum typhoides seedlings.— "Zeit. Pflanzenphysiol.", 71, N 3, 275—280.

Lee T. T., Rosa N., 1969. Regulation of starch and sugar levels in tobacco leaves by gibberellic acid.— "Canad. J. Bot.", 47, N 10, 1595—1598.

Münzel E., 1970. Photosynthese und Hydrolasenaktivität in Blattstücken von Begonia rex Putzey unter Einfluss von Gibberellinsäure.— "Beitr. Biol. Pflanzen", 47, N 1, 117—121.

Treharne K. J., Stoddart J. L., 1968. Effects of gibberellin on photosynthesis in red clover (*Trifolium pratense* L.).— "Nature", 220, N 5166, 457—458.

Treharne K. J., Stoddart J. L., 1970. Effects of gibberellin and cytokinins on the activity of photosynthetic enzymes and plastid ribosomal RNA synthesis in *Phaseolus vulgaris* L.— "Nature", 228, N 10, 129—131.